

Importance écologique de la petite saison d'upwelling ivoiro-ghanéenne et changements dans la pêche de *Sardinella aurita*

Olivier Pezennec et François-Xavier Bard

Centre de Recherches Océanologiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Reçu le 10 août 1992; accepté le 6 novembre 1992.

Ecological importance of the Ivorian and Ghanaian minor upwelling season and changes in the *Sardinella aurita* fishery.

Pezennec O., F.-X. Bard *Aquat. Living Resour.*, 1992, 5, 249-259.

Abstract

This study deals with the part played by the second and minor upwelling season in the changes observed in the Ivorian and Ghanaian coastal pelagic ecosystem. Since the early 1980s, the *Sardinella aurita* catch has clearly increased off Ghana and off the Ivory Coast (Côte-d'Ivoire) where the changes in abundance and dynamics of this species have been surprisingly more pronounced. The size of the fishes caught has increased and the reproductive activity now reaches the same level during the two upwelling seasons. The difference between the two upwellings' intensities shows a decreasing trend from 1970 to 1990. The increasing impact of the minor upwelling season in the ecosystem could explain the changes observed. This season, which is more intense off the Ivory Coast than off Ghana, occurs in the unfavourable period of the year for the productivity of the pelagic ecosystem and could be considered as a "bottleneck" for this productivity.

Keywords: Ivory Coast, Ghana, upwelling, pelagic ecosystem, *Sardinella aurita*.

Résumé

Cette étude analyse le rôle de la seconde et petite saison d'upwelling dans les changements récents de l'écosystème pélagique côtier ivoiro-ghanéen. Depuis le début des années 1980, les captures de *Sardinella aurita* ont nettement augmenté au Ghana et en Côte-d'Ivoire où les modifications de l'abondance et de la dynamique de l'espèce ont été les plus surprenantes. La taille des poissons a augmenté et l'activité reproductrice de l'espèce est maintenant d'une intensité équivalente pendant les deux saisons d'upwelling. On observe, entre 1970 et 1990, une tendance à la diminution de la différence entre l'intensité des deux saisons d'upwelling. Le rôle croissant de la petite saison d'upwelling dans l'écosystème permet de donner une interprétation aux changements observés. Cette saison, plus intense en Côte-d'Ivoire qu'au Ghana, intervient en effet pendant la période de l'année défavorable pour la productivité de l'écosystème pélagique et peut être comparée à un « goulot d'étranglement » pour cette productivité.

Mots-clés : Côte-d'Ivoire, Ghana, upwelling, écosystème pélagique, *Sardinella aurita*.

INTRODUCTION

Les régions côtières du golfe de Guinée constituent un des grands écosystèmes marins qui abritent la plupart des ressources marines vivantes et sont l'objet d'une vaste approche scientifique multidisciplinaire (Sherman *et al.*, 1991). Une partie de l'écosystème «golfe de Guinée», le littoral de la Côte d'Ivoire et du Ghana, est sous l'influence d'upwellings saisonniers qui se distinguent des upwellings des bordures océaniques Est par plusieurs aspects (Bakun, 1978). Entre autres, le vent n'est pas l'unique facteur qui induit ces remontées d'eaux froides profondes et plusieurs mécanismes ont été proposés. Le rôle du courant de Guinée semble important (Ingham, 1970) ainsi que la présence de caps (Marchal et Picaut, 1977). Des ondes océaniques se propageant le long des côtes sont mises en cause (Picaut, 1983) et la contribution du vent local ne peut être écartée (Colin, 1988). L'originalité des upwellings ivoiro-ghanéens réside également dans l'existence de deux saisons de refroidissement, une principale et une secondaire, bien différenciées (Arfi *et al.*, 1991).

Comme tous les écosystèmes d'upwellings côtiers, le milieu marin ivoiro-ghanéen est favorable au développement de populations d'espèces pélagiques parmi lesquelles dominent deux sardinelles, *Sardinella aurita* et *S. maderensis*. L'abondance de *S. aurita* a toujours été fluctuante mais les changements les plus spectaculaires de sa dynamique spatiale et temporelle sont observés depuis les années 1980. On a assisté à une nette augmentation des captures de *S. aurita* dans l'ensemble de la région et à l'apparition d'une abondance inhabituelle dans les eaux ivoiriennes, en particulier dans l'ouest (Pezennec *et al.*, sous-presse).

Les variations d'abondance ou de disponibilité des espèces pélagiques ivoiro-ghanéennes ont été analysées à l'aide d'un ou plusieurs paramètres climatiques dont l'intensité des upwellings (Binet, 1982; Cury et Roy, 1987; Fréon, 1988; Laloë, 1988). Les relations obtenues ne peuvent cependant pas expliquer les changements observés dans la pêche de *S. aurita* et d'autres hypothèses ont été récemment proposées (Roy, 1990; Binet *et al.*, 1991; Herbland et Marchal, 1991).

Cet article propose une approche basée sur un constat: l'écosystème côtier ivoiro-ghanéen est influencé par deux saisons d'upwelling d'importances inégales. Les précédents travaux n'ont pris en compte que la principale saison d'upwelling ou ont englobé les deux saisons. La saison d'upwelling secondaire n'a jamais été prise en compte en tant qu'événement hydrologique indépendant, susceptible d'influencer de façon profonde l'écosystème, et son importance pour *S. aurita* a sans doute été sous-estimée (Koranteng, 1991). Une question est donc à l'origine de cette étude: quelle est l'importance de la petite saison

d'upwelling pour l'écosystème pélagique ivoiro-ghanéen et *S. aurita*? Pour y répondre, nous avons comparé les deux saisons d'upwelling et examiné leurs relations avec la dynamique et la biologie de *S. aurita*. Un examen des données d'environnement, de pêche et de biologie disponibles en Côte-d'Ivoire et au Ghana, de 1966 à 1990, permet de montrer que le rôle écologique de la petite saison d'upwelling ne peut être négligé et que son importance grandissante permet de donner une interprétation à certains des changements observés récemment dans la pêche de *S. aurita*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Évaluation de l'intensité des upwellings ivoiro-ghanéens

Le vent local ne peut être uniquement utilisé pour évaluer l'intensité des upwellings ivoiro-ghanéens (Houghton, 1976; Bakun, 1978). Celle-ci est estimée à partir des températures marines dont le refroidissement traduit la remontée d'eaux froides profondes qui correspond au phénomène d'upwelling. Les données utilisées sont les suivantes.

- Des températures de surface relevées quotidiennement en douze points (*fig. 1*) du littoral ivoiro-ghanéen par le Centre de Recherches Océanologiques d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) et le Fisheries Research and Utilization Branch de Tema (Ghana). Ces données, disponibles depuis 1970 au Ghana et 1978 en Côte-d'Ivoire, ont permis une bonne description des refroidissements côtiers qui affectent cette région (Arfi *et al.*, 1991).

- Des températures de surface relevées par les bateaux marchands, provenant des fichiers COADS (Comprehensive Ocean Atmosphere Data Set) du NCAR (National Center for Atmospheric Research, USA) et traitées au Pacific Fisheries Environmental Group de Monterey (USA). Les données utilisées sont des moyennes mensuelles par carré de deux degrés de longitude et latitude disponibles depuis 1946. Les valeurs présentées sont postérieures à 1964, ce sont des moyennes relatives aux zones côtières (entre 6 et 4° de latitude nord) ivoirienne (entre 8 et 2° de longitude ouest) et ghanéenne (entre 2° ouest et 2° est). Les moyennes annuelles de ces valeurs ont été calculées pour chaque saison d'upwelling. La même source donne également accès aux données de vent (direction, vitesse).

- Des températures relevées depuis 1983 le long de profils verticaux effectués par le CRO d'Abidjan à quelques milles au large d'Abidjan sur des fonds de 100 m, à la limite du plateau continental. L'analyse concerne la profondeur de l'isotherme 21°C qui correspond à celle de la thermocline dans cette région (Merle, 1978);

- Des images en infrarouge thermique de la surface de la mer, transmises par le satellite Météosat

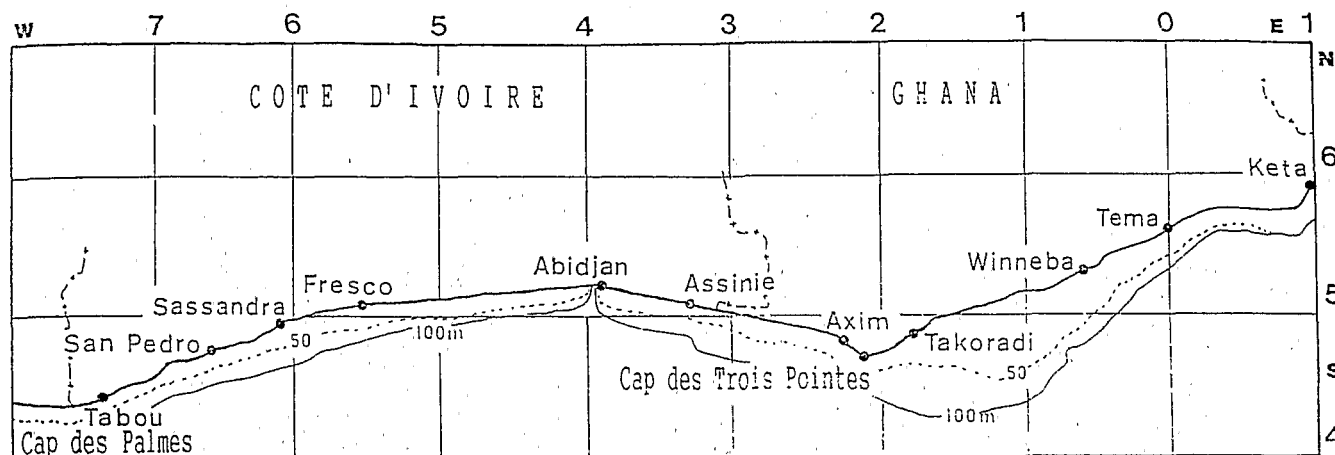


Figure 1. — Plateau continental ivoiro-ghanéen et stations côtières.

Ivorian and Ghanaian continental shelves and coastal stations.

et recueillies par l'Unité de Traitement des Images Satellites du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (Sénégal).

Abondance et biologie de *Sardinella aurita*

La pêche pélagique côtière de la région est suivie depuis le milieu des années 1960 par le CRO d'Abidjan et le FRUB de Tema. En Côte-d'Ivoire, les captures des sardinières industriels (navires de 20 à 30 m de long) sont disponibles depuis 1966, celles de la pêche piroguière artisanale à partir de 1979. Pour le Ghana, les deux sardinelles ne sont distinguées dans les captures qu'à partir de 1971 (Koranteng, 1991). Les prises par unité d'effort de la pêche industrielle ivoirienne (p.u.e., en tonnes par 24 heures de recherche) peuvent être considérées comme un indice de l'abondance de l'espèce dans les eaux de ce pays (Fonteneau et Marchal, 1970).

Des données concernant la taille et la biologie des poissons capturés sont disponibles dans les deux pays depuis les années 1960 (Pezennec, en préparation). L'activité reproductrice peut être suivie par l'intermédiaire d'indices gonado-somatiques mensuels (IGS) calculés selon l'expression $IGS = PG/aL^n$ avec : PG, poids des gonades et aL^n , relation moyenne entre le poids et la longueur à la fourche. Des longueurs à la première maturité sexuelle ont été estimées, elles correspondent à la taille à partir de laquelle 50 % des individus ont atteint le stade de pré-ponte ou pré-émission des gamètes pendant les périodes de reproduction.

RÉSULTATS

Diminution des différences entre l'intensité des deux saisons d'upwellings

La variabilité spatiale et temporelle des refroidissements observés au niveau des stations côtières de la

Côte-d'Ivoire et du Ghana a permis la description des deux saisons d'upwelling (Arfi *et al.*, 1991). La petite saison d'upwelling (Petite Saison Froide, PSF) est observée en janvier et février et peut s'étendre à mars et avril; elle est beaucoup plus marquée en Côte-d'Ivoire, notamment dans l'ouest, qu'au Ghana. L'upwelling de Grande Saison Froide (GSF), centré sur les mois de juillet à septembre est d'une intensité nettement supérieure et il apparaît sur tout le littoral. Des images satellites permettent de préciser ces observations en montrant la disposition des isothermes de surface lors des deux saisons d'upwelling: l'image de la PSF (fig. 2a) est caractéristique d'un phénomène d'upwelling décelable sur la face Est du cap des Palmes, qui s'étend vers l'est de la Côte-d'Ivoire mais n'apparaît pratiquement pas au Ghana; en GSF, l'upwelling est bien développé sur le plateau continental ghanéen et s'étend, au moins dans le domaine côtier, à la Côte-d'Ivoire (fig. 2b).

En Côte-d'Ivoire, les upwellings de PSF peuvent être relativement intenses: ainsi, en 1986, 1987 et 1990, la remontée de la thermocline observée en PSF est comparable à celle de la GSF (fig. 3). Les données relevées par les bateaux marchands montrent des évolutions opposées des températures moyennes de GSF et de PSF. Ceci entraîne une diminution de la différence entre les températures moyennes des deux saisons d'upwellings. A partir de 1970, la tendance (estimée par la méthode des moindres carrés) est hautement significative ($p=0.0013$) en Côte-d'Ivoire (fig. 4) et significative ($p=0.039$) au Ghana. Dans les deux pays, l'écart moyen est réduit d'environ un degré entre 1970 et 1990.

Augmentation de l'abondance et changements dans la répartition spatiale et la biologie de *Sardinella aurita*

Les captures de *S. aurita* dans la région ivoiro-ghanéenne ont beaucoup varié depuis 1966 (fig. 5). Les faits marquants ont été: (i) en 1972, des prises

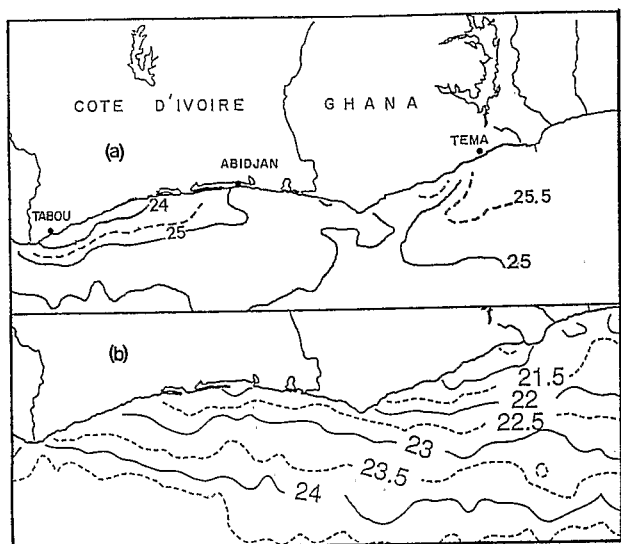


Fig. 2

Figure 2. — Isothermes de surface dans la région côtière ivoiro-ghanéenne (d'après des images du satellite Météosat, UTIS). (a) Petite saison d'upwelling (26-31 janvier 1990); (b) Grande saison d'upwelling (01-05 septembre 1986).

Surface isotherms in the Ivoirian and Ghanaian coastal regions (from Météosat remote sensing picture, UTIS). (a) Minor upwelling season (January 26-31, 1990); (b) Main upwelling season (September 01-05, 1986).

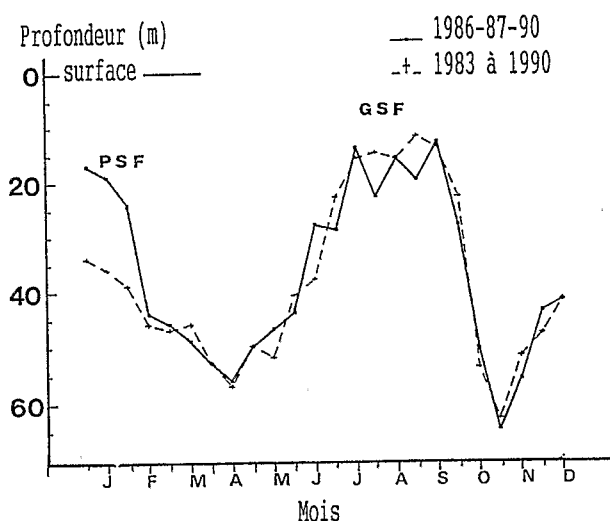


Fig. 3

Figure 3. — Profondeur par quinzaine de l'isotherme 21°C au large d'Abidjan. Moyenne des années 1986, 1987, 1990 et de la période 1983-1990.

Fortnightly depth of the 21°C isotherm off Abidjan. Means for 1986, 1987, 1990 and from 1983 to 1990.

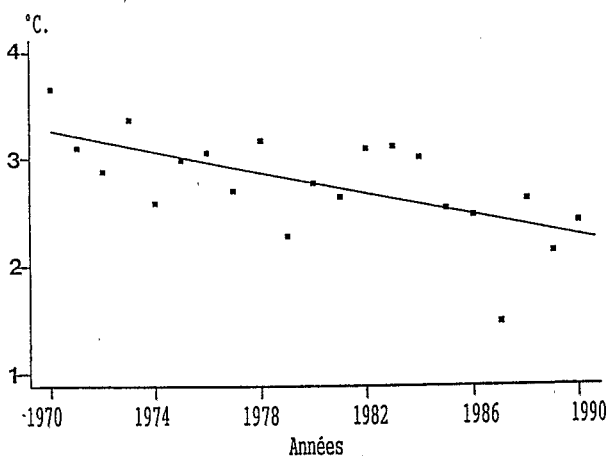


Fig. 4

Figure 4. — Différence entre les températures moyennes de PSF (janvier à mars) et de GSF (juillet à septembre) de 1970 à 1990 (données bateaux marchands, région ivoirienne, 8°-2° ouest, 4°-6° nord). La droite indiquant la tendance est obtenue par la méthode des moindres carrés ($p=0.0013$).

Difference between the mean temperatures of the minor upwelling season (January-March) and the main upwelling season (July-September) from 1970 to 1990 (merchant ships data, Ivoirian region, 8°-2° West, 4°-6° North). The linear trend is a least-squares method estimate ($p=0.0013$).

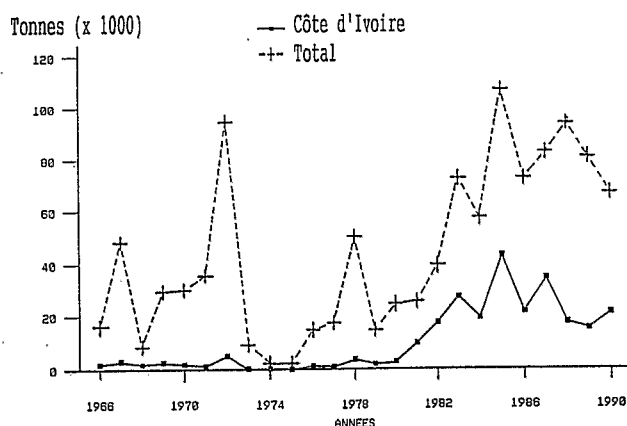


Fig. 5

Figure 5. — Capture annuelle de *S. aurita* (pêche artisanale et industrielle) en Côte-d'Ivoire et capture totale (Côte d'Ivoire et Ghana) de 1966 à 1990 (tonnes).

Annual catch of *S. aurita* off the Ivory Coast (Côte-d'Ivoire) and total catch (Ivory Coast and Ghana) from 1966 to 1990 (metric tonnes).

élevées au Ghana, dues à une forte disponibilité de jeunes individus (Anonyme, 1976); (ii) de très faibles prises dans les deux pays en 1974 et 1975; (iii) d'abord au Ghana puis en Côte-d'Ivoire, une augmentation progressive des captures qui se maintiennent depuis 1983 à un très haut niveau global. L'augmentation des prises de *S. aurita* dans les eaux ivoiriennes a été réalisée avec un effort de pêche constant et correspond à une abondance moyenne près de dix fois plus élevée entre 1981 et 1990 que pendant la période 1966-1980

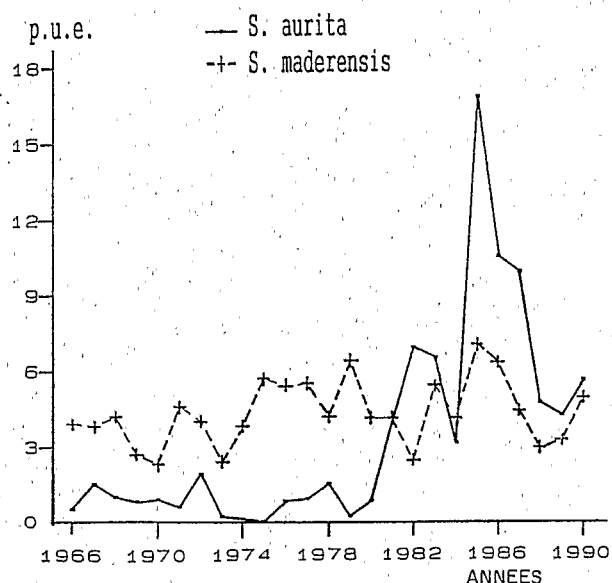


Figure 6. — Abondance annuelle (prise par unité d'effort) de *S. aurita* et *S. maderensis* en Côte-d'Ivoire de 1966 à 1990 (tonnes par 24 heures de recherche).

Annual abundance (catch per unit of effort) of *S. aurita* and *S. maderensis* off the Ivory Coast from 1966 to 1990 (metric tonnes per day of research).

(fig. 6). Par contre, l'abondance de *S. maderensis* a été beaucoup plus stable.

De 1966 à 1972, les prises de *S. aurita* par les sardiniers ivoiriens étaient principalement réalisées au Ghana pendant la GSF (Pezennec *et al.*, sous-presse). Les prises effectuées dans les eaux ivoiriennes l'étaient en PSF ou en GSF avec des rendements comparables (fig. 7a). L'augmentation de l'abondance de *S. aurita* en GSF a été observée dès 1978 puis son niveau est resté élevé de 1981 à 1990. En PSF, l'abondance est importante à partir de 1983 et atteint, de 1985 à 1987, des valeurs équivalentes à celles observées durant la GSF. L'abondance moyenne annuelle de *S. aurita* dans l'ouest de la Côte-d'Ivoire (fig. 7b), auparavant insignifiante, est devenue plus élevée que dans la moitié Est dès 1980.

Ces changements sont associés à des modifications de la biologie de *S. aurita*:

— Les indices gonado-somatiques des poissons débarqués à Abidjan en 1990 et 1991 (fig. 8) montrent l'existence de deux périodes de ponte annuelles qui

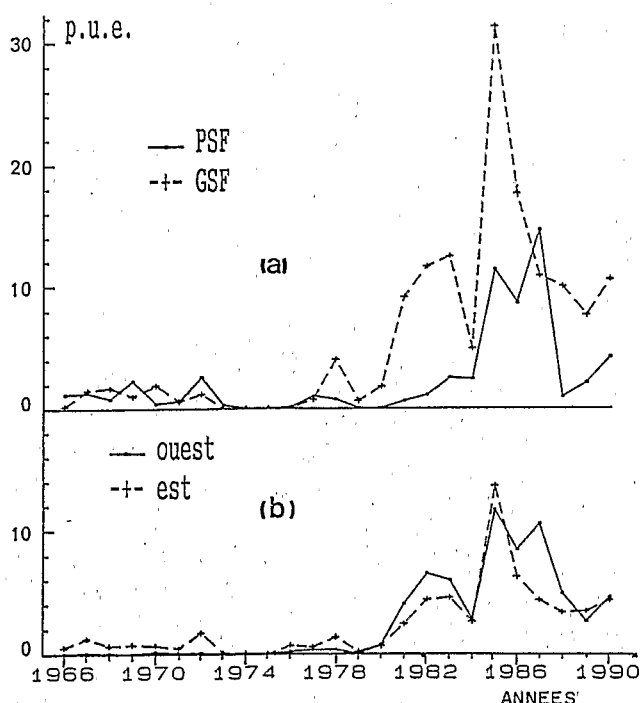


Figure 7. — Abondance annuelle de *S. aurita* en Côte-d'Ivoire de 1966 à 1990 (tonnes par 24 heures de recherche). (a) En PSF (janvier à mars) et GSF (juillet à septembre); (b) dans l'ouest (7°-5° ouest) et l'est (5°-3° ouest).

Annual abundance of *S. aurita* off the Ivory Coast, 1966-1990 (catch per unit of effort, metric tonnes per day of research). (a) minor (PSF, January-March) and main upwelling seasons (GSF, July-September). (b) in the western (7°-5° West) and eastern (5°-3° West) part.

paraissent équivalentes et sont en phase avec les refroidissements.

— Les tailles moyennes des *S. aurita* capturées en Côte-d'Ivoire de 1980 à 1990 sont nettement supérieures à celles obtenues de 1968 à 1971 (fig. 9). Des tailles modales (fig. 10) annuelles (en 1986 et 1987) ou mensuelles (en 1990) atteignent 23 et 24 cm, valeurs qui correspondent à la taille maximale observée auparavant dans cette région (Marchal, 1991 b). L'augmentation de taille est également observée au Ghana mais avec moins d'ampleur (FAO, sous-presse). En 1988, la taille moyenne assez basse peut correspondre à une PSF très faible cette année-là (FAO, sous-presse).

— Un accroissement est également observé pour la taille à la première maturité des *S. aurita* capturées en Côte-d'Ivoire (tabl. 1): celle-ci est de 15 cm en 1968-1969 et de 19 cm en 1988 et 1990.

Dans le même temps, aucun changement significatif des tailles modales ou de première maturité n'est observé pour *S. maderensis*.

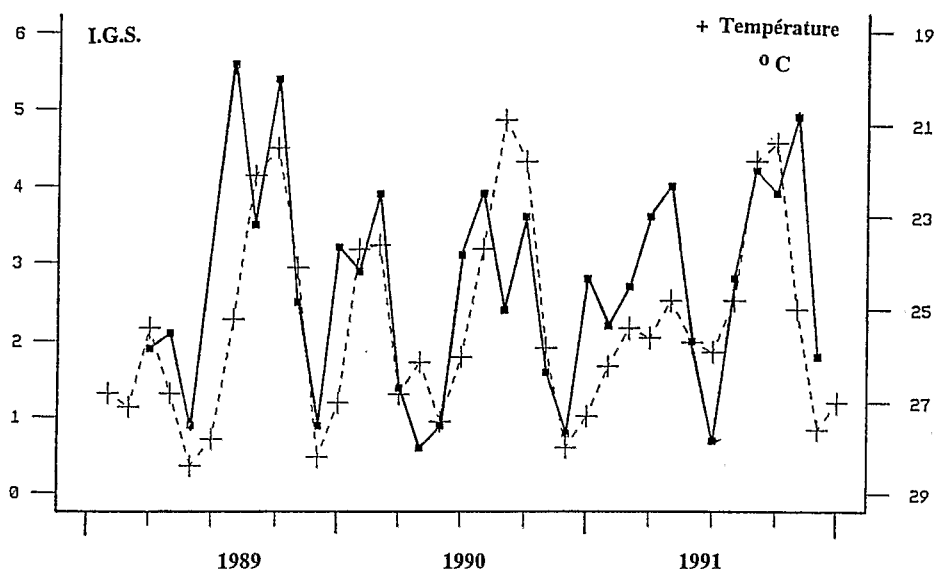


Figure 8. — Indice gonado-somatique des *S. aurita* capturées en Côte-d'Ivoire et moyennes des températures (du plus chaud au plus froid) à Tabou et Abidjan. Moyennes mensuelles, 1989-1991.

Gonado-somatic index for the *S. aurita* caught off the Ivory Coast and mean temperature (from warmer to colder) in Tabou and Abidjan. Monthly means, 1989-1991.

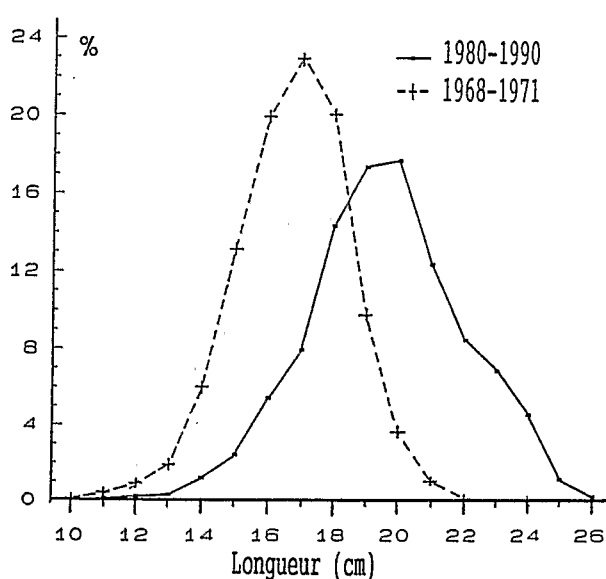


Figure 9. — Distribution des fréquences de taille (%) des *S. aurita* capturées en Côte-d'Ivoire de 1980 à 1990 et de 1968 à 1971 (longueur à la fourche en cm).

Size-frequency distributions (%) of the *S. aurita* caught off the Ivory Coast, 1980-1990 and 1968-1971 (fork length in cm).

DISCUSSION ET HYPOTHÈSE : Le rôle écologique de la petite saison d'upwelling

Les changements dans la pêcherie ivoiro-ghanéenne de *S. aurita* ont suscité des études récentes :

— Roy (1990) a montré un accroissement de la vitesse du vent le long du littoral ivoirien; il en conclut

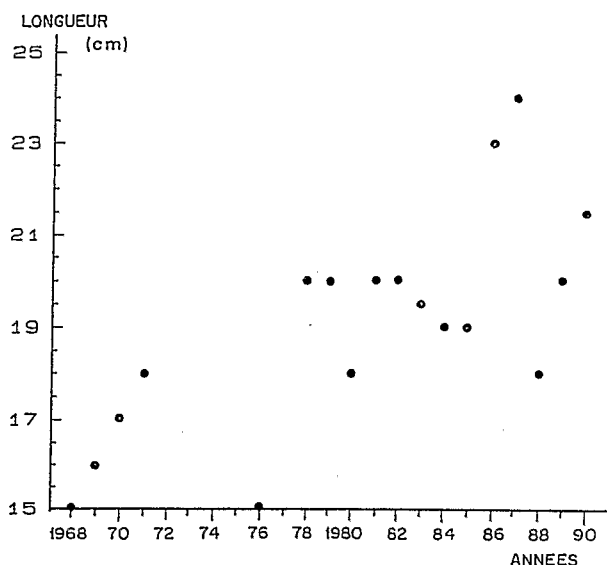


Figure 10. — Mode de taille annuel des *S. aurita* capturées en Côte-d'Ivoire de 1968 à 1990 (longueur à la fourche en cm).

Annual size mode of the *S. aurita* caught off the Ivory Coast from 1968 to 1990 (fork length in cm).

que l'intensité des upwellings a dû augmenter ce qui expliquerait certains des changements observés. Ces résultats correspondent à ceux de Bakun (1990) qui observe une intensification de certains des upwellings mondiaux due à une augmentation de la vitesse des vents. Les relations entre les températures moyennes observées au large de la Côte-d'Ivoire et la composante normale à la Côte et dirigée vers le large du transport d'Ekman qui rend compte de l'intensité

Tableau 1. — Longueur à la première maturité sexuelle (longueur à la fourche en cm) des *S. aurita* pêchées en Côte-d'Ivoire pendant les périodes de reproduction des années 1968-1969 et 1988-1990. Entre parenthèses, nombre de poissons des deux sexes examinés. GSF: grande saison froide (grande saison d'upwelling); PSF: petite saison froide (petite saison d'upwelling).

Length at first sexual maturity (fork length in cm) of the *S. aurita* caught in the Ivorian waters in 1968, 1969, 1988 and 1990. GSF: main upwelling season; PSF: minor upwelling season.

Années	GSF	PSF
1968-1969	15,0 (116)	14,5 (428)
1988-1990	19,0 (1 050)	19,5 (502)

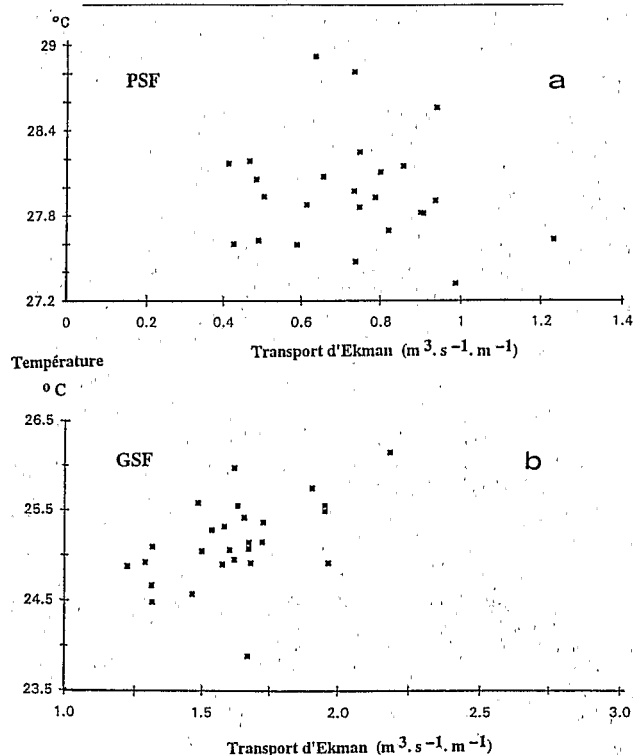


Figure 11. — Température et composante dirigée vers le large du transport d'Ekman, moyennes mensuelles de 1964 à 1990 (données bateaux marchands, région ivoirienne, 8°-2° ouest, 4°-6° nord). (a) PSF (janvier à mars). (b) GSF (juillet à septembre).

Temperature and offshore-directed component of Ekman transport, monthly means from 1964 to 1990 (merchant ships data, Ivorian region, 8°-2° West, 4°-6° North). (a) Minor upwelling season (PSF, January-March). (b) Main upwelling season (GSF, July-September).

d'un upwelling lié au vent (Bakun, 1973; Roy, 1991) montrent: (i) pour la PSF (fig. 11 a), une absence de relation; (ii) pour la GSF, une relation opposée à celle qui serait obtenue dans un upwelling d'Ekman (fig. 11 b). L'augmentation du vent observée dans cette région n'a donc pas entraîné une intensification des upwellings. La coïncidence de tendance entre l'augmentation du vent et la productivité apparente de l'écosystème exploité par *S. aurita* peut être fortuite comme le souligne Roy (1990). En outre, la proximité

de l'équateur constitue une limite à l'application de la théorie d'Ekman.

— Des auteurs ont remarqué une intensification des upwellings dans la partie Est de la Côte-d'Ivoire, une diminution dans l'ouest, et ont parlé « d'inversion du gradient zonal de température » (Herbland et Marchal, 1991). Il est difficile de comprendre, et ces auteurs l'admettent, comment cette inversion aurait permis un développement de l'abondance de *S. aurita* dans l'ouest de la Côte-d'Ivoire.

— L'hypothèse de Binet *et al.* (1991) concernant une modification du régime des courants suggère qu'une augmentation de la fréquence des circulations océaniques portant vers l'ouest aurait permis un entraînement des larves de *S. aurita* du Ghana vers la Côte-d'Ivoire. Ce gain ivoirien en larves suppose une perte du côté ghanéen et ces auteurs parlent de « déplacement vers la Côte-d'Ivoire du stock ghanéen de *S. aurita* » et même d'une « diminution du recrutement devant le Ghana ». On devrait, selon ce schéma, observer une baisse de l'abondance de l'espèce au Ghana or, les prises (fig. 5) et l'abondance (FAO, sous-presse) ont augmenté entre 1979 et 1985 dans des proportions aussi importantes qu'en Côte-d'Ivoire et se sont maintenues ensuite à un très haut niveau.

Des éléments relatifs à la compétition et à la prédation méritent également d'être examinés. Le développement d'une importante biomasse de baliste (*Balistes carolinensis*), espèce semi-pélagique, correspond au début de la période de faible abondance de *S. aurita*. Celle-ci était cependant revenue à la situation antérieure alors que la biomasse de baliste était encore élevée (Caverivière, 1991). Le maquereau *Scomber japonicus*, prédateur possible des sardinelles (Anonyme, 1976), a disparu des captures de 1973 à 1985 puis est réapparu en grande quantité (FAO, sous-presse). La biomasse des thons, autres prédateurs potentiels, ne semble pas avoir subi de changements notables (Fonteneau, 1991). *S. aurita* ne semble pas avoir bénéficié de la disparition d'autres espèces et, au contraire, les captures de la plupart des espèces pélagiques de la région sont en augmentation (Pezennec, en préparation).

Les changements dans la biologie et la dynamique de *S. aurita* constituent un puzzle de faits observés qu'il est nécessaire de relier, d'une part entre eux, d'autre part avec l'évolution des conditions environnementales. Les hypothèses présentées ci-dessus ne remplissent qu'imparfaitement cette condition. Elles ne prennent pas en compte la partie ghanéenne de la ressource et n'expliquent pas les modifications biologiques et notamment les augmentations de tailles.

Importance de la petite saison d'upwelling pour *S. aurita*

— Deux saisons de ponte et de recrutement: la reproduction des *S. aurita* ivoiro-ghanéennes est

décrite comme inféodée à la GSF, la PSF étant considérée comme une saison de reproduction mineure (Anonyme, 1976; Marchal, sous-pressé). Or, l'activité sexuelle observée en 1990 et 1991 paraît identique pendant les deux saisons froides. La possibilité d'avoir deux saisons de ponte donne à *S. aurita* l'opportunité de mieux exploiter son milieu en utilisant ces deux périodes pour assurer le renouvellement de la population. En outre, Cury et Roy (1989) ont mis en évidence une relation linéaire entre le recrutement et l'intensité des upwellings dans le cas où celle-ci est indépendante des vents locaux et que la turbulence est faible. Selon cette hypothèse, fondée sur l'exemple ivoiro-ghanéen, et l'augmentation relative de l'intensité de la PSF, la part de cette dernière dans le recrutement annuel de *S. aurita* devrait augmenter en Côte-d'Ivoire et au Ghana.

— *Deux régions favorables à la survie larvaire*: le courant de Guinée crée à l'est des cap des Palmes et des Trois Pointes deux zones de circulation cyclonique favorables à la remontée des eaux profondes mais également à la rétention larvaire (Marchal et Picaut, 1977). Ces deux zones de rétention larvaire seraient selon l'hypothèse de Sinclair et Iles (1988) reliée à deux populations de *S. aurita* (Marchal, 1991a). Nous retiendrons que l'ouest ivoirien est une région potentiellement favorable à la survie larvaire et ce d'autant plus que les PSF y seront plus intenses;

— *Une augmentation des tailles observées*: l'augmentation simultanée des tailles maximales et de première maturité est en accord avec les liens qui existent entre ces deux longueurs (Pauly, 1984). Selon cet auteur, l'augmentation des tailles peut correspondre à une diminution de certains des facteurs (température élevée, faible densité de nourriture, etc.) qui limitent la croissance des poissons dans un milieu donné. Des PSF intenses créent une réduction de la durée de la période défavorable à *S. aurita* qui devrait entraîner une diminution de la mortalité naturelle et conduire à la survie d'un nombre plus important d'individus jusqu'aux classes d'âges élevées. Ces deux possibilités, diminution de la mortalité naturelle et augmentation de la vitesse de croissance peuvent expliquer:

(i) les tailles élevées observées en Côte-d'Ivoire et, dans une moindre mesure, au Ghana en 1986, 1987 et 1990 années à PSF très intenses sur tout le littoral (FAO, sous-pressé);

(ii) l'augmentation globale des tailles modales et de première maturité;

(iii) le fait que les poissons capturés en Côte-d'Ivoire (où les PSF sont plus intenses) soient de 1 à 3 cm plus grands qu'au Ghana (Pezenec et al., sous-pressé).

— *Une augmentation des déplacements*: l'existence de cette PSF et son intensification peuvent permettre une valorisation des déplacements à longue distance de *S. aurita*. Dans la plupart des autres écosystèmes

que cette espèce occupe, elle est en effet capable de migrations entre différentes zones favorables (Boëly et al., 1982; Crawford et al., 1987). Les distances parcourues semblent en outre d'autant plus importantes que les individus sont plus grands (Gheno et Fontana, 1981; Bakun et Parrish, 1990; Marchal, 1991b). On peut envisager une migration du Ghana vers la Côte-d'Ivoire des individus les plus âgés et leur exploitation des ressources de la PSF ivoirienne. Cette migration peut également expliquer les différences systématiques de tailles qui existent entre les deux pays.

— *Une augmentation de l'abondance de *S. aurita* en Côte-d'Ivoire*: l'apparition d'une grande abondance de *S. aurita* en Côte-d'Ivoire pendant la PSF peut être interprétée comme une évolution densité-dépendante de la répartition de la biomasse en accord avec la théorie des bassins de MacCall (1990). Le stock de *S. aurita* était initialement centré sur le Ghana, la GSF et la face Est du cap des Trois Pointes constituant le «bassin» le plus favorable à l'espèce. Avec l'augmentation de l'abondance du début des années 1980, la biomasse de *S. aurita* se «répand» de manière spatiale et temporelle jusqu'à un second bassin constitué par la PSF et la face Est du cap des Palmes (FAO, 1989).

Dans leur analyse comparative des stratégies démographiques de *Sardinella aurita* et *S. maderensis*, Cury et Fontana (1988) soulignent la sensibilité de la première espèce aux variations climatiques et indiquent que sa stratégie adaptative et sa plasticité démographique lui permettent une «meilleure utilisation d'un accroissement d'enrichissement temporaire du milieu». *S. aurita* réagit effectivement à tous les enrichissements, même quand ils se produisent en dehors des périodes classiques d'upwelling, et semble profiter de manière accrue de la strate spatiale et temporelle induite par la PSF.

Petite saison froide et productivité de l'écosystème pélagique

Les fluctuations annuelles de l'intensité des GSF sont importantes mais, au-delà d'un certain seuil, l'intensité des refroidissements n'exerce plus une action linéaire sur la productivité planctonique (Binet, 1983a et b). Par contre, cet auteur met en évidence une grande sensibilité du milieu aux enrichissements qui ont lieu en dehors de la GSF, notamment pendant la PSF. Les cycles annuels moyens d'abondance zooplanctonique montrent que si les PSF ne se traduisent pas par une hausse nette du volume global de zooplancton, on observe par contre un pic de l'abondance des copépodes (Binet, 1983b) qui constituent une part importante de la ration alimentaire des sardinelles (Cury et Fontana, 1988). D'après Herbland et Voituriez (1979), l'intensité de la production primaire de la colonne d'eau peut être appréciée par la position de la nitracline qui correspond dans cette région à l'isotherme 23°C. Cette température est atteinte en

surface pendant toutes les GSF mais seulement pendant les PSF vraiment marquées.

On peut supposer qu'il existe un seuil, lié à l'importance de la remontée des eaux profondes, qui détermine la réponse de l'écosystème aux enrichissements induits par les upwellings. Toutes les GSF paraissent d'une intensité supérieure à ce seuil. Par contre, l'intensité moyenne des PSF, plus faible, est sans doute plus proche de ce seuil. Une intensification, même légère, des PSF devrait donc avoir des répercussions importantes sur l'écosystème et *S. aurita*. En outre, l'augmentation de la vitesse du vent et de l'agitation superficielle (Roy, 1990) ne peut que favoriser l'enrichissement indirect et modeste qui correspond à la PSF (Binet, 1983a).

En ne considérant que la principale saison d'upwelling, *S. aurita* dispose d'environ quatre mois par an pour se nourrir et se reproduire. À la fin de cette période, l'espèce quitte les eaux côtières qui s'appauvrissent (Binet *et al.*, 1991) pour des zones profondes, à la limite du talus continental (Anonyme, 1976). Les PSF surviennent donc pendant la période de l'année défavorable au milieu pélagique et à *S. aurita*. Elles réduisent la durée de cette période de façon cruciale et ce d'autant plus qu'elles semblent s'intensifier.

CONCLUSION

Dans un article qui analysait les facteurs qui limitent la production des Clupéidés, Lasker (1985) répondait de façon détournée en disant «presque tout». Il semble que cette réponse soit appropriée dans le cas des sardinelles ivoiro-ghanéennes. L'augmentation de l'intensité des PSF est néanmoins un élément de réponse qu'il est possible d'argumenter.

Cela aurait rendu efficace, notamment au niveau reproduction et recrutement, l'utilisation par *S. aurita* de cette saison d'upwelling. Selon l'hypothèse de Roy *et al.* (1989), les Clupéidés possèdent des stratégies de reproduction opportunistes qui leur permettent de faire face à la variabilité du milieu. L'exemple des *S. aurita* ivoiro-ghanéennes est l'illustration de l'intérêt d'une telle stratégie : une reproduction auparavant peu fructueuse en PSF semble maintenant l'être devenue. Comme le souligne Cury (1991), l'action de l'environnement sur la dynamique des poissons se situe dans un domaine où la non-linéarité des interactions est le plus souvent la règle : ainsi, on peut suggérer que l'intensité des grandes saisons d'upwelling du littoral ivoiro-ghanéen a peut-être moins d'importance pour la dynamique de l'écosystème que celles des petites saisons d'upwelling. En d'autres termes, l'upwelling secondaire fonctionnerait comme un «goulot d'étranglement» pour la productivité globale de cet écosystème et son exploitation par une espèce opportuniste comme *S. aurita*.

Les grandes évolutions climatiques mondiales (Sharp, 1990; Bakun, 1990) semblent ne pas épargner la zone Côte d'Ivoire-Ghana (Roy, 1990) et l'on pourrait en première interprétation les rendre responsables de l'évolution des stocks pélagiques côtiers. Les particularités des upwellings ivoiro-ghanéens font que l'on ne peut se contenter de comparer des tendances pour expliquer certains faits écologiques. Ces derniers peuvent être une réponse ou une adaptation d'un système ou d'une espèce à des changements locaux et de faible ampleur, délicats à mettre en évidence mais qui peuvent être, dans certains cas, détectés par l'intermédiaire des réponses biologiques induites. L'impact grandissant des petites saisons d'upwelling sur l'écosystème pélagique ivoiro-ghanéen peut être un exemple d'un tel changement local.

Remerciements

Nous tenons à remercier : le CRO d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) et le FRUB de Tema (Ghana) pour leur soutien et l'accès aux données; le PFEG de Monterey (USA) et les participants du programme Climate and Eastern Ocean System; l'UTIS du CRO de Dakar-Thiaroye (Sénégal); Robert Arfi, Marc Bouvy, Philippe Cury, Émile Marchal, Daniel Pauly, Claude Roy pour leurs commentaires et avis.

RÉFÉRENCES

- Anonyme, 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardine (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. F.R.U. Tema, C.R.O. Abidjan, Orstom, 62 p.
- Arfi R., O. Pezennec, S. Cissoko, M. Mensah, 1991. Variations spatiale et temporelle de la résurgence ivoiro-ghanéenne. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 162-172 p.
- Bakun A., 1973. Daily and weekly upwelling, West Coast of North America 1946-1971. U.S. Dep. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-671, 103 p.
- Bakun A., 1978. Guinea Current upwelling. *Nature*, 271, 147-150.
- Bakun A., 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, 247, 198-201.
- Bakun A., R. H. Parrish, 1990. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the Brazilian sardine (*Sardinella aurita*). *J. Cons. int. Explor. Mer*, 46, 269-283.

- Binet D., 1982. Influence des variations climatiques sur la pêche des *S. aurita* ivoiro-ghanéennes: relation sécheresse-surpêche. *Oceanol. Acta*, 5, 443-452.
- Binet D., 1983 a. Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwellings saisonniers dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, 331-355.
- Binet D., 1983 b. Zooplancton des régions côtières à upwellings saisonniers du Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, 357-380.
- Binet D., E. Marchal, O. Pezennec, 1991. *Sardinella aurita* de Côte-d'Ivoire et du Ghana. Fluctuations halieutiques et changements climatiques. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 320-342.
- Boëly T., J. Chabanne, P. Fréon, B. Stequert, 1982. Cycle sexuel et migrations de *S. aurita* sur le plateau continental ouest-africain des îles Bissagos à la Mauritanie. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 350-355.
- Caverivière A., 1991. L'explosion démographique du baliste (*Balistes carolinensis*) en Afrique de l'ouest et son évolution en relation avec les tendances climatiques. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 354-367.
- Fonteneau A., 1991. Pélagiques côtiers, pélagiques hauturiers et fluctuations environnementales: quelques éléments de comparaison. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 311-319.
- Colin C., 1988. Coastal upwelling events in front of the Ivory Coast during the FOCAL program. *Oceanol. Acta*, 11, 125-138.
- Crawford R. J.M., L. V. Shannon, D. E. Pollock, 1987. The Benguela Ecosystem. Part IV. The major Fish and invertebrate resources. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 24, 353-505.
- Cury P., 1991. Une approche théorique de l'impact de l'environnement sur la pêche. In: Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, Instabilité et Changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 368-376.
- Cury P., C. Roy, 1987. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire: une approche globale. *Oceanol. Acta*, 10, 347-357.
- Cury P., A. Fontana, 1988. Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) des côtes ouest-africaines. *Aquat. Living Resour.*, 1, 165-180.
- Cury P., C. Roy, 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 670-680.
- FAO, 1989. Rapport de la consultation technique sur les petites espèces pélagiques de la division statistique Golfe de Guinée ouest. CRO Abidjan, Déc. 1987, COPACE/CECAF/TECH/88/89.
- FAO, sous-presse. Rapport du groupe de travail *Ad Hoc* sur les stocks de pélagiques côtiers du golfe de Guinée Ouest (Côte-d'Ivoire-Ghana-Togo-Bénin), Décembre 1990, Abidjan.
- Fonteneau A., A. Marchal, 1970. Récolte, stockage et traitement des données statistiques relatives à la pêche des sardiniers (filet tournant) en Côte-d'Ivoire. *Doc. Scient. C.R.O. Abidjan*, 1, 21-30.
- Fréon P., 1988. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation: Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Études et thèses Orstom, Paris, 287 p.
- Gheno Y., A. Fontana, 1981. Les stocks de petits pélagiques côtiers les sardinelles. In: Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo, Fontana A. Trav. doc. Ed. Orstom Paris, 138, 213-257.
- Herbland A., B. Voituriez, 1979. Hydrological structure analysis for estimating the production in the tropical Atlantic ocean. *J. Mar. Res.*, 37, 87-101.
- Herbland A., E. Marchal, 1991. Variations locales de l'upwelling, répartition et abondance des sardinelles en Côte-d'Ivoire. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 343-353.
- Houghton R. W., 1976. Circulation and hydrographic structure over the Ghana continental shelf during the 1974 upwelling. *J. Geophys. Res.*, 94, 4, 4816-4828.
- Ingham M. C., 1970. Coastal Upwelling in the Northwestern Gulf of Guinea. *Bull. Mar. Sci.*, 20, 1-34.
- Koranteng K. A., 1991. Some aspects of the sardinella fishery in Ghana. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 269-277.
- Laloë F., 1988. Un modèle global avec quantité de biomasse inaccessible liée aux conditions environnementales: application aux données de la pêche ivoiro-ghanéenne de *Sardinella aurita*. *Aquat. Living Resour.*, 1, 289-298.
- Lasker R., 1985. What limits Clupeoid production? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 (Suppl. 1), 31-38.
- MacCall A., 1990. Dynamic geography of marine fish populations. Washington Sea Grant, Univ. Washington, 153 p.
- Marchal E., J. Picaut, 1977. Répartition et abondance évaluées par échantillonnage des poissons du plateau continental ivoiro-ghanéen en relation avec les upwellings locaux. *J. Res. Océanogr.*, 2, 39-57.
- Marchal E., 1991 a. Un essai de caractérisation des populations de poissons pélagiques côtiers: cas de *Sardinella aurita* des côtes ouest-africaines. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 192-200.
- Marchal E., 1991 b. Nanisme et sédentarité chez certaines espèces de poissons pélagiques: deux aspects d'une même réponse à des conditions défavorables. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 201-208.
- Marchal E., sous-presse. Biologie et écologie des poissons pélagiques côtiers du littoral ivoirien. In: Le milieu marin de Côte-d'Ivoire, P. Le Loeuff, E. Marchal, J. B. Amon Kothias eds., Orstom, Paris.
- Mendelssohn R., P. Cury, 1987. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivorian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 408-428.

- Merle J., 1978. Atlas hydrologique saisonnier de l'océan atlantique intertropical. Trav. doc., Orstom, Paris, 82, 184 p.
- Pauly D., 1984. A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 41, 280-284.
- Pezennec O., en préparation. Instabilité et changements de l'écosystème pélagique côtier ivoiré-ghanéen: faits, hypothèses et théories. Thèse dr., Univ. Bretagne Occid., Brest.
- Pezennec O., F. X. Bard, E. Marchal, sous-presse. Les espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire: ressource et exploitation. In: Le milieu marin de Côte-d'Ivoire, P. Le Loeuff, E. Marchal, J. B. Amon Kothias eds., Orstom, Paris.
- Picaut J., 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic. *J. Phys. Oceanogr.*, 13, 18-37.
- Roy C., 1990. Réponses des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en Afrique de l'Ouest: analyse et modélisation. Thèse dr. Univ. Bretagne Occid., Brest, 149 p.
- Roy C., 1991. Les upwellings: le cadre physique des pêcheries côtières ouest-africaines. In: Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement. Cury P., C. Roy eds., Orstom, Paris, 38-66.
- Roy C., P. Cury, A. Fontana, H. Belvéze, 1989. Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquat. Living Resour.*, 2, 21-29.
- Sinclair M., T. D. Iles, 1988. Population richness of marine fish species. *Aquat. Living Resour.*, 1, 71-83.
- Sharp G. D., 1990. Climate change and ocean processes: what are the consequences? Summary paper from January 1990 Symposium. Texas Institute of Oceanography; National Oceanic and Atmospheric Administration; Environmental Protection Agency. 64 p.
- Sherman K., L. M. Alexander, B. D. Gold eds., 1991. Food chains, yields, models, and management of large marine ecosystems. Westview Press, 310 p.